



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica



Giselle Lopes Moreira

**Contribuições ao conhecimento do gênero *Verbesina* L.
(Heliantheae-Asteraceae) no Brasil: taxonomia e filogenia**

Brasília
Março, 2018

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Botânica

**Contribuições ao conhecimento do gênero *Verbesina* L.
(Heliantheae-Asteraceae) no Brasil: taxonomia e filogenia**

GISELLE LOPES MOREIRA

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor, sob a orientação da Dra. Taciana Barbosa Cavalcanti.

Brasília
Março, 2018

Banca Examinadora

Dra. Taciana Barbosa Cavalcanti – Presidente
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Dra. Micheline Carvalho-Silva – titular interno
Universidade de Brasília

Dr. Jimi Naoki Nakajima – titular externo
Universidade Federal de Uberlândia

Dr. João Bernardo de Azevedo Bringel Jr. – titular externo
Serviço Florestal Brasileiro – Ministério do Meio Ambiente

Dr. José Francisco Montenegro Valls – suplente externo
Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Agradecimentos

Agradeço primeiramente à Deus, por ser meu amigo, meu companheiro, aquele em quem eu busco forças para nunca desistir dos meus objetivos.

Aos meus pais, Magda e Carlos, meus alicerces, meus tudo! Obrigada por acreditarem em mim e me apoiarem em todo meu percurso acadêmico. E aos meus irmãos Carlos e Carla por todo apoio e carinho.

Ao meu esposo, Anderson Jalles, meu amigo, meu auxílio, meu motorista. A pessoa que deixou tudo na sua cidade natal para me acompanhar nessa nova jornada. Obrigada por compreender minha ausência, mesmo nos momentos mais difíceis, sem você nada disso teria sido possível.

À minha orientadora, Taciana B. Cavalcanti, por ter sido muito mais que orientadora, foi mãe, amiga, conselheira, aconchego, porto seguro. Taci sinto-me honrada em ter tido a melhor orientadora que alguém pode ter, que por vezes abriu mão de férias, e de estar com a família para me acompanhar em viagens ou ler e reler minhas zilhões de versões da tese.

Ao meu orientador de mestrado Aristônio por ter me apresentado a família que mudaria meus caminhos na ciência, Asteraceae. Obrigada por passar um pouco do seu conhecimento e paixão pela taxonomia.

Aos melhores companheiros de campo e herbário, Laiana, Marlon e André. Vocês tornaram as viagens muito mais agradáveis. Foi muito bom viajar com vocês... e com certeza nunca me esquecerei das inúmeras histórias que passamos juntos. Marlon você foi um bom encontro que esse doutorado me concedeu, muito obrigada por ser amigo, filho, ajudador e um excelente professor que me ensinou a fazer mapas, editar imagens, arrumar as loucuras do word... obrigada por estar lá quando eu mais precisei.

Ao melhor GPS que eu já conheci, Glocimar, obrigada por acreditar que *Verbesina* existe e por nunca desistir de procurar mesmo depois de horas e horas de caminhada. Gloci, obrigada por parar na estrada toda vez que eu avistava algo amarelo, por se aventurar em ribanceiras para coletar a maior e mais linda *Verbesina*, por me aconselhar e confortar quando aparecia a “síndrome da prensa vazia” tão comum na nossa busca das *Verbesina* brasileiras. Você é o melhor!!!

À minha amiga Pamela Moser, a pessoa que aprendi a amar e admirar nesse doutorado. Obrigada por todas as vezes em que mudamos a mesa de lugar para eu não pegar o vento do ar-condicionado, por sentar ao meu lado esses 4 anos, e por enfrentar essa fase final juntas. Não

sei exatamente quantas horas passamos juntas, mas tenho certeza que você sabe e já fez até um gráfico. (risos).

À minha amiga Joicy, aquela que ouve minhas lamúrias, que sorri das piadas mais sem graça e que me entende como poucos. Joça nossa amizade já completou década e a cada ano que passa tenho certeza que posso contar com você para tudo e sempre. Obrigada por ser a melhor amiga!

A todos meus familiares e amigos que de alguma forma contribuíram para que esse percurso fosse suave, alegre e repleto de carinho.

A todos os amigos do PBE, em especial a Gabriela, Andrielle, Dudu, João, Juarez, Milton, Serginho, Eduarda, João Bernardo, Mônica, Renan, Talissa, Elizangela e tantos outros. E aos pesquisadores Marcelo Simon, Marcelo Brilhante, Aldicir, Bruno Walter, Luciano, Daniel, Anderson. Vocês transformam o PBE em uma grande família. Obrigada por fazerem dos meus dias mais alegres.

Aos colaboradores dos demais prédios da Embrapa Cenargen, Antonieta (lab. Germinação), Marisa e Sileuza (Citogenética), Ana Cristina e Diva Maria (MEV), Lorena, Vânia e Peter (Genética). Tudo foi possível pela ajuda de todos vocês!

As pesquisadoras do laboratório de Palinologia (UFRJ-Museu Nacional) Dra. Vânia Esteves e Dra. Cláudia Barbieri. Obrigada por me recepcionarem tão bem e por todo ensinamento. Agradeço também todos os alunos e funcionários, sempre tão gentis e solícitos, em especial a doutoranda Raquel Maria por todo o apoio e carinho.

A todos os curadores dos herbários visitados que tão gentilmente me receberam e proporcionaram o melhor ambiente para que eu pudesse trabalhar. E a todos os herbários que enviaram exsicatas para que o estudo fosse realizado, mesmo nessa época de pouco dinheiro para as Universidades públicas do nosso país.

Ao Missouri Botanical Garden na pessoa do curador James Solomon pelo envio de folhas em sílica de *Verbesina* para o estudo molecular.

Ao Dr. José Panero pelo envio do material de *Verbesina* para que o estudo filogenético fosse complementado.

Agradeço também ao programa de pós-graduação em Botânica e a todos os professores, em especial a Dra. Cássia Munhoz por ter permitido que eu acompanhasse suas aulas no estágio docência e por ser a melhor coordenadora de curso.

À CAPES pela concessão da bolsa de Doutorado e a FAP-DF pelos auxílios concedidos (Edital 01/2016).

Sumário

Resumo-----	I
Abstrat-----	I
I. Introdução geral -----	II
Bibliografia citada -----	III
Capítulo I-----	1
Estudo taxonômico de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae – Asteraceae) do Brasil -----	1
1. Introdução -----	1
2. Objetivo geral-----	5
3. Material e métodos-----	5
4. Resultados e Discussão-----	9
5. Referências Bibliográficas -----	79
Lista de exsicata -----	83
Capítulo II-----	90
Morfologia externa de cipselas em <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae – Asteraceae) -----	90
1. Introdução -----	90
2. Material e métodos-----	91
3. Resultados -----	93
4. Discussão-----	100
5. Referências Bibliográficas -----	104
Capítulo III-----	107
Morfologia polínica de espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae – Asteraceae) -----	107
1. Introdução -----	107
2. Material e métodos-----	108
3. Resultados -----	110
4. Discussão-----	118
5. Referências Bibliográficas -----	121
Capítulo IV -----	124
Estudo filogenético e biogeográfico de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae – Asteraceae) -----	124
1. Introdução -----	124
2. Material e métodos-----	127
3. Resultados e discussões -----	135
4. Referências bibliográficas -----	149

Índice Geral de Figuras

Capítulo I	Pág.
Figura 1. Hábitos das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	10
Figura 2 Folhas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	11
Figura 3. Tipos de capitulescências das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	12
Figura 4. Cipselas de espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	14
Figura 5. Cromossomos em <i>Verbesina</i> L.	15
Figura 6. Distribuição geográfica de <i>Verbesina baccharifolia</i> Mattf.....	21
Figura 7. <i>Verbesina baccharifolia</i> Mattf.	22
Figura 8. Distribuição geográfica de <i>Verbesina bipinnatifida</i> Baker	25
Figura 9. <i>Verbesina bipinnatifida</i> Baker.	26
Figura 10. Distribuição geográfica de <i>Verbesina floribunda</i> Gardner.	31
Figura 11. <i>Verbesina floribunda</i> Gardner.	32
Figura 12. Distribuição geográfica de <i>Verbesina glabrata</i> Hook. & Arn.	44
Figura 13. <i>Verbesina glabrata</i> Hook. & Arn.	45
Figura 14. Distribuição geográfica de <i>Verbesina luetzelburgii</i> Mattf.	48
Figura 15. <i>Verbesina luetzelburgii</i> Mattf.	49
Figura 16. Distribuição geográfica de <i>Verbesina macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake.	61
Figura 17. <i>Verbesina macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake.	62
Figura 18. Distribuição geográfica de <i>Verbesina nicotianifolia</i> Baker	65
Figura 19. <i>Verbesina nicotianifolia</i> Baker	66
Figura 20. Distribuição geográfica de <i>Verbesina sordescens</i> DC.	73
Figura 21. <i>Verbesina sordescens</i> DC.	74

Figura 22. Distribuição geográfica de <i>Verbesina subdiscoidea</i> Toledo.	77
Figura 23. <i>Verbesina subdiscoidea</i> Toledo	78

Capítulo II

Figura 1. Estrutura das cipselas em <i>Verbesina</i> L.	93
Figura 2. Padrões de superfície do corpo das cipselas e relação com tipo de folhas e cor de flores em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	94
Figura 3. Eletromicrografia evidenciando detalhe de verrugas na superfície do corpo das cipselas em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	95
Figura 4. Eletromicrografia de cipselas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	99
Figura 5. Eletromicrografia de cipselas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	100
Figura 6. Parte da árvore consenso de Inferência Filogenética Bayesiana, ilustrando os agrupamentos A e B.	102

Capítulo III

Figuras 1-16. Fotomicrografias e eletromicrografias de grãos-de-pólen de espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	112
Figuras 17-32. Fotomicrografias e eletromicrografias de grãos-de-pólen de espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	113
Figura 33. Análise de componentes principais compostos por variáveis métricas do pólen de <i>Verbesina</i> L.	118

Capítulo IV

Figura 1. Cladograma de máxima parcimônia com valores de suporte de Suporte de Partição de Bremer (PBS) para cada nó.	136
Figura 2. Filograma de inferência filogenética Bayesiana de dados de ETS e ITS.	139
Figura 3. Árvore consenso (50% <i>majority rule</i>) de 24 árvores de Inferência Filogenética Bayesiana de dados ETS e ITS combinados.	140

Figura 4. Reconstrução de caracteres ancestrais do gênero <i>Verbesina</i> (Heliantheae-Asteraceae) utilizando presença de alas nos ramos e tipo de hábito.	142
Figura 5. Reconstrução de caracteres ancestrais do gênero utilizando lâmina foliar e filotaxia.	143
Figura 6. Reconstrução de caracteres ancestrais do gênero <i>Verbesina</i> utilizando tipo de capítulo, sexualidade das flores do raio e cor das flores.	144
Figura 7. Árvore bayesiana calibrada no tempo de dados ITS e ETS combinados.	147
Figura 8. Análise da área ancestral no RASP BBM, com base na ocorrência de espécies de <i>Verbesina</i> L.	148

Índice Geral de Tabelas

Capítulo I	Pág.
Tabela 1. Classificação infragenérica em <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae), proposta por Robinson & Greenman (1899), e estudos taxonômicos realizados.	4
Tabela 2. Expedições para coleta de dados de <i>Verbesina</i> L. no Brasil, realizadas de 2014 a 2016.	6
Tabela 3. Lista de espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae) utilizadas para contagem do número cromossômico.	9
Tabela 4. Registro de floração/frutificação das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	16

Capítulo II

Tabela 1. Listas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	92
Tabela 2. Características da superfície do corpo das cipselas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae).	96
Tabela 3. Características das alas das cipselas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae).	97
Tabela 4. Características das aristas das cipselas das espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae).	98
Tabela 5. Grupos morfológicos observados nas espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae), baseados em características das cipselas, cor das flores e lâmina foliar.	103

Capítulo III

Tabela 1: Espécies utilizadas na análise morfológica dos grãos-de-pólen em <i>Verbesina</i> L. (Asteraceae-Heliantheae).	109
Tabela 2. Medidas dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae) em vista equatorial.	114
Tabela 3. Medidas dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae) em vista polar.	115
Tabela 4. Medidas das aberturas e das camadas da exina dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L.	116

Tabela 5. Medidas dos grãos-de-pólen dos materiais de comparação em espécies brasileiras de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae-Asteraceae) em vista equatorial.	117
Tabela 6. Formato do grão-de-pólen e presença de cávea relatado em estudos anteriores que abordaram táxons brasileiros do gênero <i>Verbesina</i> L.	120

Capítulo IV

Tabela 1. Classificação infragenérica em <i>Verbesina</i> L., proposta por Robinson & Greenman (1899), e estudos de revisão taxonômica realizados.	126
Tabela 2. Acessos utilizados no estudo filogenético e biogeográfico de <i>Verbesina</i> L. (Asteraceae-Heliantheae) e números de acesso no GenBank.	128
Tabela 3. Marcadores e <i>primers</i> utilizados para amplificação e sequenciamento dos acessos no estudo filogenético de <i>Verbesina</i> L.	132
Tabela 4. Caracteres e estados dos caracteres utilizados na taxonomia de <i>Verbesina</i> L. (Heliantheae – Asteraceae) mapeados na reconstrução filogenética.	134

Resumo

Verbesina L. (Tribo Heliantheae, subtribo Verbesininae) é um gênero subarbustivo a arbustivo, às vezes arbóreo, raro herbáceo, de filotaxia alterna a oposta e lâminas foliares inteiras, pinatífidas a pinatipartidas. A capitulescência é do tipo corimboide, os capítulos podem ser discoides ou radiados e as cipselas possuem de 2 (-3) alas e 2 (-3) aristas. O número cromossômico básico para o gênero é $x=16, 17, 18$, sendo para as espécies brasileiras o número encontrado foi $x=17$. *Verbesina* contém cerca de 300 espécies com distribuição nas Américas sendo México e Andes locais de maior diversidade. Para o Brasil são registradas nove espécies de ocorrência nas regiões Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul. Caracteres micromorfológicos das cipselas apresentaram-se como uma valiosa ferramenta em auxílio à taxonomia, também relacionados a grupos filogenéticos associados ainda a caracteres foliares e cor da corola. Os grãos-de-pólen de *Verbesina* são homogêneos, porém atributos como espessura da exina, distância entre espinhos e lado do apocolpo podem ser usados na caracterização das espécies. A monofilia de *Verbesina* foi corroborada assim como uma origem norte-americana com várias introduções independentes na América do Sul, principalmente na região andina. As seções taxonômicas descritas para *Verbesina* apresentaram-se de forma geral artificiais. Uma data média de 9,04 Ma é estimada para a origem de *Verbesina*, com as introduções na América do Sul iniciadas por volta de 3,38 Ma, por eventos de dispersão da América do Norte e Central via o Istmo do Panamá. As introduções no Brasil ocorreram entre 2,05-1,61 Ma, por dispersão, a partir de espécies andinas.

Abstrat

Verbesina L. (tribe Heliantheae, subtribe Verbesininae) is a genus of shrubs and subshrubs, sometimes trees and rare herbs trees, with phyllotaxia alternating to the opposite with alternate to opposite phyllotaxy and entire, lobed or deeply incised. The capitulescences are of the corimboid to paniculoid type, the capitulae can be discoid or radiated and the cypselas with 2 (-3) wings and 2 (-3) arista. The basic chromosome number for the genus is $x = 16, 17, 18$, and for the Brazilian species the number found was $x = 17$. *Verbesina* contains about 300 species with distribution in the Americas and Mexico and Andes concentrates the greatest diversity. For Brazil, nine species are reported to the Northeast, Central-West, Southeast and South regions. Micromorphological characters of the cypselae are presented as a valuable tool

in taxonomy, also associated with leaf characters and color of the corolla and related to phylogenetic groups. The pollen grains in *Verbesina* are homogeneous, with few attributes such as exine thickness, distance between spines and apocolpo side, that can be used in the species characterization. Monophyly of *Verbesina* is corroborated as well as a North American origin with several independent introductions in South America, mainly in the Andean region. The taxonomic sections described for *Verbesina* are in general artificial. A date of 9.04 Ma is estimated for the origin of *Verbesina*, with the introductions in South America beginning around 3.38 Ma, through North American and Central American dispersion events via the Isthmus of Panama. The introductions in Brazil occurred between 2.05-1.61 Ma, by dispersion, from Andean species.

I. Introdução geral

Asteraceae pertence à ordem Asterales (APG IV 2016) e apresenta distribuição cosmopolita, sendo bastante comum em habitat de climas temperados, tropicais montanhosos, secos e abertos (Anderberg *et al.* 2007). A família compreende 13 subfamílias, 44 tribos, cerca de 1.700 gêneros e aproximadamente 27.000 espécies, representando cerca de 10% do total das angiospermas (Funk *et al.* 2009; Panero *et al.* 2014; Panero & Crozier 2016). No Brasil, há aproximadamente 2.065 espécies agrupadas em 278 gêneros (BFG 2015).

Os representantes de Asteraceae estão organizados em dois grupos distintos, o clado não-Asteroideae, composto por 12 subfamílias e 24 tribos e o clado da subfamília Asteroideae, composto por 20 tribos (Funk *et al.* 2009). Na subfamília Asteroideae ocorre um clado denominado Aliança Heliantheae que compreende 13 tribos, 437 gêneros e cerca de 5.500 espécies, com distribuição cosmopolita, representando cerca de 25% do total de espécies de Asteraceae (Panero & Funk 2008; Baldwin 2009; Pelser & Watson 2009).

A tribo Heliantheae Cass. é uma das 13 tribos que compõem a Aliança Heliantheae e possui 14 subtribos, 113 gêneros e aproximadamente 1.461 espécies, com distribuição no Novo Mundo, principalmente no México, América Central e América do Sul (Baldwin 2009).

O gênero *Verbesina* L. situa-se na subtribo Verbesininae, com aproximadamente 524 táxons e 300 espécies com distribuição nas Américas, sendo que a maior parte destas espécies ocorrem no México e nos Andes (Tropicos.org 2017; Panero 2007).

Para o Brasil são referidos 18 binômios de *Verbesina*, pertencentes a quatro seções (*V. sect. Lipactinia* *V. sect. Ochractinia* *V. sect. Saubinetia* e *V. sect. Verbesinaria*), com

distribuição no Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul, ocorrendo principalmente em ambientes de matas ciliares e de altitude (BFG 2015).

O conhecimento da diversidade de espécies de *Verbesina* do Brasil é insuficiente uma vez que os caracteres taxonômicos utilizados para a distinção e delimitação das espécies precisam de aprimoramento. Não existem estudos atuais que tragam chaves e descrições para todas as espécies brasileiras e que definam o número de espécies que ocorrem no Brasil. A taxonomia dos representantes do gênero é baseada em poucos caracteres que se sobrepõem, sendo alguns bem variáveis dentro da mesma espécie. Os registros de espécies para os diferentes estados brasileiros são resultado de trabalhos de cunho florístico com a família, como os de Mondin (2004) para o Rio Grande do Sul, Rodal *et al.* (2005) para Pernambuco, Rogalski & Araújo (2005) para Santa Catarina, Pifano *et al.* (2010) para Minas Gerais, Machado *et al.* (2012) para Sergipe, Alves (2015) para a Bahia e Moreira & Cavalcanti (*no prelo*) para o Sergipe.

Para abordar as lacunas do conhecimento em *Verbesina*, o presente estudo aborda o estudo taxonômico das espécies brasileiras, a análise da morfologia vegetativa e floral, agregando informações palinológicas e citogenéticas, e a análise das relações filogenéticas e padrões biogeográficos. Estas abordagens são apresentadas em quatro capítulos que se seguem:

Capítulo I: Estudo taxonômico de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae) do Brasil.

Capítulo II: Morfologia externa de cipselas de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae).

Capítulo III: Morfologia polínica de espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae).

Capítulo IV: Estudo filogenético e biogeográfico de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae).

Bibliografia citada

- Alves, M. 2015. A tribo Heliantheae (Asteraceae) no estado da Bahia. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Feira de Santana, BA. 182p.
- Anderberg, A.A., Baldwin, B.G., Bayer, R.G., Breitwieses, J., Jeffrey, C., Dillon, M.O., Eldemäs, P., Funk, V., Garcia-Jacas, N., Hind, D.J.N., Karis, P.O., Lack, H.W., Nesom, G., Nordenstam, B., Oberprieler, C., Panero, J.L., Puttock, C., Robinson, H., Stuessy, T.F.,

- Susanna, A., Urtubey, E., Vogt, R., Ward, J. & Watson, L.E. 2007. Compositae. In: Kubitzki, K. (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer, p. 61-87.
- APG IV – The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, p. 1–20.
- Baldwin, B.G. 2009. Heliantheae alliance. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Washington: Smithsonian Institution, p. 689–712.
- BFG - The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66 (4): 1085–1113.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Robinson, H. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Austria: IAPT, p. 171-176.
- Machado, W.J., Prata, A.P.N.P. & De Mello, A.A. 2012. Floristic composition in areas of Caatinga and Brejo de altitude in Sergipe state, Brazil. *Check List* 8: 1089–1101.
- Mondin, C.A. 2004. Levantamento da tribo Heliantheae Cass. (Asteraceae), sensu stricto, no Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, RS. 375p.
- Moreira, G.L. & Cavalcanti, T.B. (*no prelo*). *Verbesina* L. In: *Flora do Sergipe (FloSe)* Vol. 3. Aracaju – Sergipe.
- Panero, J.L. 2007. Tribe Heliantheae - Verbesina. In: Kubitzki, K. (Ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. [s.l.] Springer, p. 440–477.
- Panero, J.L. & Crozier, B.S. 2016. Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 99: 116-132.
- Panero, J.L. & Funk, V.A. 2008. The value of sampling anomalous taxa in phylogenetic studies: major clades of the Asteraceae revealed. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 757–782.
- Panero, J.L., Freire, SE, Espinar, L.A., Crozier, B.S., Barboza, G.E. & Cantero, J.J. 2014. Resolution of deep nodes yields an improved backbone phylogeny and a new basal lineage to study early evolution of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 80: 43–53.
- Pelser, P.B. & Watson, L.E; (2009). Introduction to Asteroideae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Austria: IAPT, p. 495–502.

- Pifano, D.S., Valente, A.S.M., Almeida, H.S., Melo, P.H.A., Castro, R.M. & Van Der Berg, E. 2010. Caracterização florística e fitofisionômica da Serra do Condado, Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica* 10(1): 56-71.
- Rodal, M.J.N., Sales, M.F., Silva, M.J. & Silva, A.G. 2005. Flora de um Brejo de Altitude na escarpa oriental do planalto da Borborema, PE, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19(4): 843-858.
- Rogalski, L.D. & Araújo, A.C. 2005. Florula da Ilha de Moleques do Sul, Santa Catarina, Brasil. *Brazilian Journal of Aquatic Science and Technology* 9(1): 45-48.
- Tropicos.ORG. 2017. Missouri Botanical Garden. Disponível em: <<http://www.tropicos.org>>. Acesso 20 nov. 2017

Capítulo III

Morfologia polínica de espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae)

1. Introdução

As Asteraceae pertencem à ordem Asterales (APG IV 2016) e apresentam distribuição cosmopolita, sendo comuns em habitats de climas temperados, tropicais montanhosos, secos e abertos (Anderberg *et al.* 2007). A família compreende 13 subfamílias, 44 tribos, cerca de 1.700 gêneros e aproximadamente 27.000 espécies, representando cerca de 10% do total das Angiospermas (Funk *et al.* 2009; Panero *et al.* 2014 Panero & Crozier 2016). No Brasil, há aproximadamente 2.065 espécies agrupadas em 278 gêneros (BFG 2015).

O gênero *Verbesina* compõe a tribo Heliantheae (subtribo Verbesininae) e apresenta aproximadamente 300 espécies distribuídas nas Américas, sendo a maioria de ocorrência no México e nos Andes (Panero 2007). Para o Brasil são reportadas nove espécies com distribuição no nordeste, sudeste, centro-oeste e sul do Brasil, especialmente em ambientes florestais (ver Capítulo I).

A morfologia polínica em Asteraceae auxilia na caracterização e diferenciação de táxons em nível de subfamília, tribo e subtribo (Skvarla & Turner 1966; Bolick 1991; Cancelli *et al.* 2007; Coutinho & Dinis 2007; Wortley *et al.* 2007; Stanski *et al.* 2016, entre outros) e poucos estudos foram realizados enfocando a morfologia polínica para a distinção de espécies em Asteraceae, pois via de regra os grãos-de-pólen são morfologicamente homogêneos dentro de um mesmo gênero (ex. Esteves 1986). Entretanto, para a tribo Heliantheae, o estudo da morfologia dos grãos-de-pólen já foi utilizado para distinguir espécies em alguns gêneros de Asteraceae como em Gonçalves-Esteves & Esteves (1986, 1989a, 1989b) que abordaram táxons *Ambrosia* L., *Parthenium* L., *Xanthium* L., *Clibadium* F. Allam. ex L., *Viguiera* Kunth, *Eclipta* L., e *Wedelia* Jacq.

A maioria dos estudos envolvendo a morfologia dos grãos-de-pólen em *Verbesina* são de caráter descritivo como os de Gonçalves (1976) que analisou 17 táxons, desses três brasileiros (*Verbesina diversifolia* DC. [= *V. macrophylla* (Cass.) S.F. Blake], *V. glabrata* Hook. & Arn e *V. sordescens* DC.), Roubik & Moreno (1991) com *V. gigantea* Jacq. do Panamá, Sanchez & Lupo (2009) com *V. lilloi* S.F. Blake, da Argentina e Jesus & Lima (2013) com *V.*

macrophylla da Bahia. Outras referências tratam-se de catálogos polínicos como o de Cancelli *et al.* (2010) para o Rio Grande do Sul, com *V. glabrata* e *V. sordescens* e Radaeski *et al.* (2014, 2016) com *V. sordescens*.

Porém, alguns estudos abordando a morfologia dos grãos-de-pólen de *Verbesina* indicaram a existência de caracteres que podem ser utilizados no auxílio à caracterização e diferenciação de espécies do gênero. O estudo de Harker & Jiménez-Reyes (2002), indicaram que caracteres dos grãos-de-pólen como forma, tamanho, número de espínulas, tamanho do colpo transversal e índice da área polar, foram úteis para separar duas espécies mexicanas morfologicamente próximas, *Verbesina barrancae* Harker & Jimenez-R e *V. crocata* (Cav.) Less.

O objetivo do presente estudo é descrever a morfologia polínica de oito espécies brasileiras de *Verbesina* em apoio à caracterização das espécies do gênero e avaliação da utilização como caráter taxonômico ao nível específico.

2. Material e métodos

O material polínico foi obtido de botões florais de exemplares depositados nos herbários; ALCB, BHCB, CEN, HUCS, HUEFS, HUFU, ICN, MBML, RB, SP, UB (acrônimos segundo Thiers 2017). O asterisco indica o material-padrão e o herbário onde se encontra depositado (Tabela 1).

Os grãos-de-pólen foram preparados segundo o método de acetólise de Erdtman (1960), com as modificações estabelecidas em Melhem *et al.* (2003). Após preparados, os grãos-de-pólen foram mensurados em até sete dias e analisados sob microscópio óptico de luz Zeiss Axiostar Plus, descritos e fotomicrografados em câmera digital Canon PowerShot G6 acoplada ao microscópio. Para análise sob microscopia eletrônica de varredura (MEV), o material polínico não acetolisado foi liberado sobre fita de carbono aderida à “stub” de alumínio, metalizado por três minutos em ouro puro (17k) e eletromicrografado em microscópio Zeiss DSM960.

As lâminas permanentes do material polínico confeccionadas para esse estudo encontram-se depositadas na palinoteca do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Tabela 1: Espécies utilizadas na análise morfológica dos grãos-de-pólen em *Verbesina* L. (Asteraceae-Heliantheae). O material-padrão está indicado por asterisco (*).

Espécie	Voucher	Herbário
<i>Verbesina baccharifolia</i> Mattf.	Ganev 363 Ganev 1824 Ganev 1928	HUEFS HUEFS* HUEFS
<i>Verbesina bipinnatifida</i> Baker	Moreira <i>et al.</i> 116 Vervloet & Bausen 164 Lombardi & Salino 1671	CEN* MBML BHCB
<i>Verbesina floribunda</i> Gardner	Moreira <i>et al.</i> 102 Moreira <i>et al.</i> 101 Forzza <i>et al.</i> 3066	CEN* CEN RB
<i>Verbesina glabrata</i> Hook. & Arn.	Moreira <i>et al.</i> 115 Fontana & Toniato 619 Moreira <i>et al.</i> 103	CEN MBML* CEN
<i>Verbesina luetzelburgii</i> Mattf.	Moreira <i>et al.</i> 117 Moreira <i>et al.</i> 118 Moreira <i>et al.</i> 119	CEN CEN CEN*
<i>Verbesina nicotianifolia</i> Baker	Proença, 865	UB*
<i>Verbesina macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	Moreira <i>et al.</i> 112 Moreira <i>et al.</i> 110 Moreira <i>et al.</i> 111	CEN CEN* CEN
<i>Verbesina sordescens</i> DC.	Wasum s.n. Wasum 3706 Scur 1136	HUCS 12414 HUCS HUCS*

No material-padrão foram realizadas medidas do diâmetro polar (DP) e diâmetro equatorial (DE) de 25 grãos-de-pólen em vista equatorial, e foram calculadas a média aritmética (\bar{x}), o desvio padrão da média ($s_{\bar{x}}$), o coeficiente de variabilidade (CV%) e o intervalo de confiança a 95%. Ainda em vista equatorial foram efetuadas dez medições da endoabertura e ectoabertura (comprimento e largura).

Para cada espécie na material-padrão, foram efetuadas dez medições do diâmetro equatorial (DEVP) e do lado do apocolpo (LA) em vista polar. As medidas da exina e nexina foram realizadas em vista polar (n=10) e os espinhos não foram incluídos nessas medidas, os mesmos foram mensurados à parte em seu comprimento, base e distância entre si. Nestes casos, foi calculada a média aritmética. Nos espécimes de comparação foram realizadas dez medidas de DP e DE em vista equatorial, onde calculou-se a média aritmética. A terminologia adotada para a descrição dos grãos-de-pólen segue Punt *et al.* (2007).

A fim de verificar se as características do pólen mostram discriminação foi realizado uma análise de componentes principais (PCA) para as espécies de *Verbesina* analisadas utilizando 11 variáveis métricas (DP – diâmetro polar em vista equatorial, DE – diâmetro equatorial, DEVP – diâmetro equatorial em vista polar, LA - lado do apocolpo, Colp_comp – comprimento do colpo, Colp_larg – largura do colpo, Endo_compr – comprimento da endoabertura, Endo_larg – largura da endoabertura, Esp_compr – comprimento do espinho, DEE – distância entre espinhos) e os resultados foram biplotados em um gráfico nos eixos 1 e 2 da PCA.

Todas as etapas foram realizadas no laboratório de Palinologia do Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, sob a supervisão da Dra. Vânia Gonçalves Esteves.

3. Resultados

Descrição do grão-de-pólen em *Verbesina* L.

Grãos-de-pólen em mônades, isopolares, médios 25–50 μm (diâmetro polar), âmbito subtriangular, oblato-esferoidais (DP/DE 0,95–0,99), área polar 0,35–0,48 μm , pequena, 3-colporados, colpos longos, 9,3–14,5 x 2,9–5,0 μm , extremidades agudas, endoaberturas lalongadas, 2,2–4,6 x 8,8–14,2 μm , presença de constrições medianas; exina 2,2–3,4 μm , caveada, sexina equinada, espinhos 4,0–5,9 x 3,0–4,1 μm , perfurados na base, distância entre espinhos 6,1–8,6 μm .

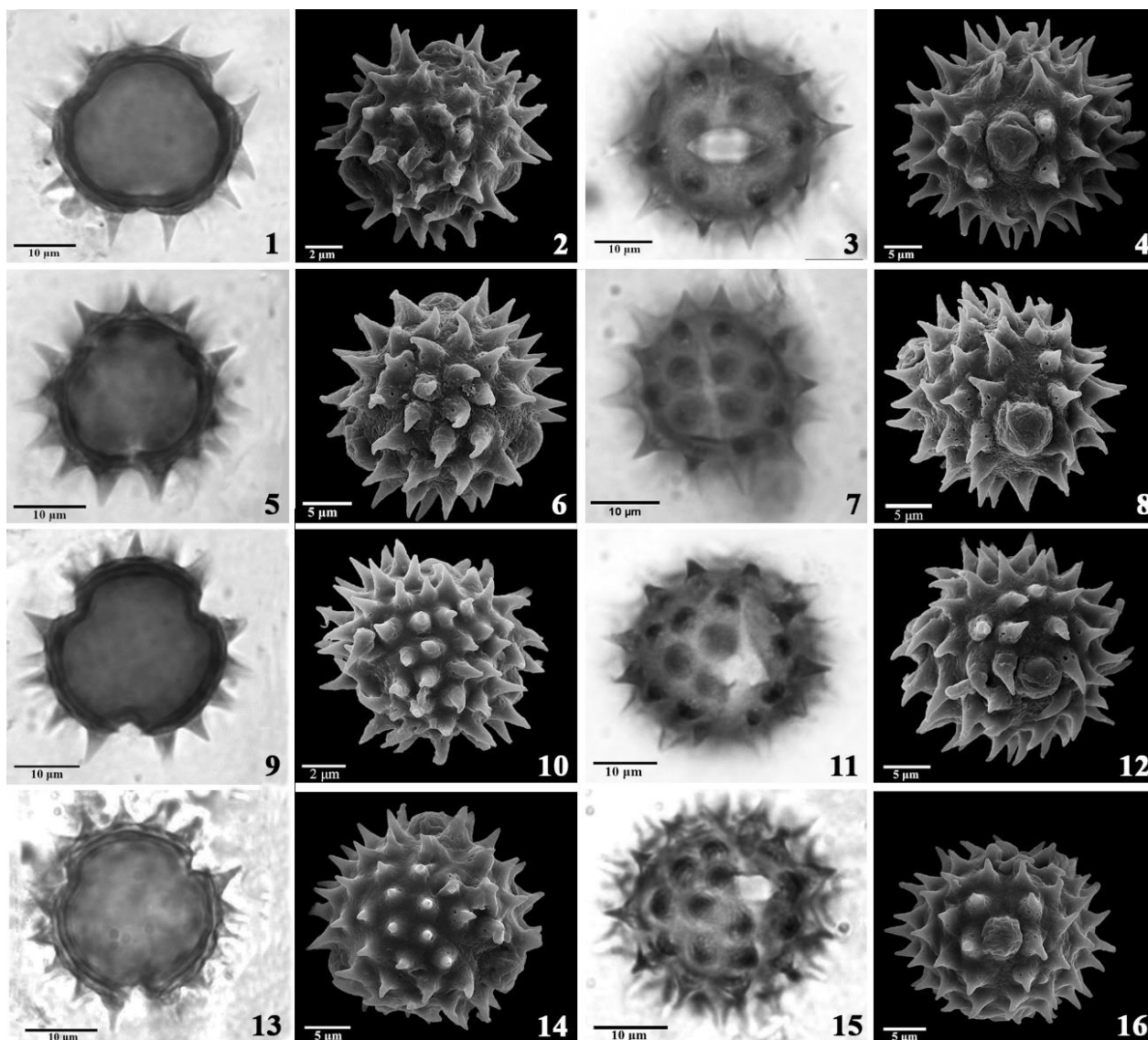
O intervalo de confiança para o diâmetro polar (DP) em vista equatorial variou 25,3–42,3 μm , sendo os menores valores encontrados em *Verbesina macrophylla* (25,3–26,3 μm) e os maiores em *V. baccharifolia* (39,5–42,3 μm) [Tabela 2].

O índice de área polar é pequeno (0,35–0,48 μm), para todas as espécies analisadas, e consequentemente as aberturas são longas (Tabela 3). Os colpos são longos, com extremidades agudas, as endoaberturas são alongadas, com constrições medianas, que pode ser perceptível em *V. floribunda* (Figura 11). O colpo mais longo foi encontrado em *Verbesina luetzelburgii* (14,5 μm) e o mais curto em *V. nicotianifolia* (9,3 μm); o maior comprimento da endoabertura foi registrado em *V. luetzelburtii* (4,6 μm) e o menor em *V. bipinnatifida* (2,2 μm); a endoabertura mais larga foi encontrada em *V. floribunda* (14,2 μm) e a mais estreita em *V. bipinnatidia* e *V. macrophylla* (8,8 μm) (Tabela 4).

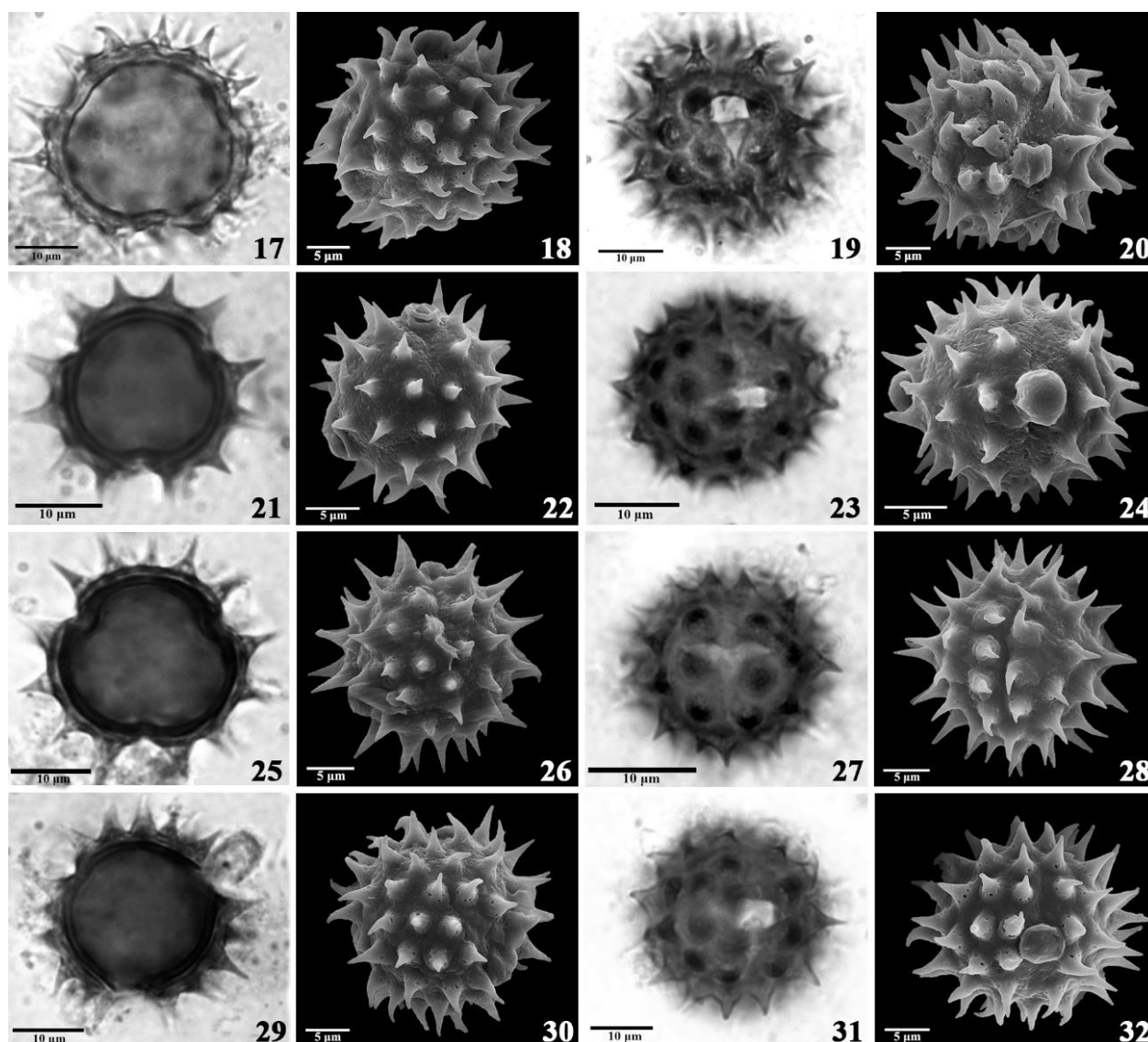
A sexina e nexina são quase sempre da mesma espessura e sua distinção é bastante perceptível, quando diferentes, a sexina era mais espessa que a nexina. A média da exina ficou entre 2,2–3,4 μm (Tabela 4). Devido a sexina e nexina estarem muito próximas a cávea é de difícil visualização.

Em vista equatorial, observou-se uma fileira de quatro a seis pares de espinhos margeando a abertura (Figuras 4, 8, 12, 16, 20, 24, 28 e 32). Os espinhos são mais longos do que largos, apresentando perfurações na base. O menor comprimento de espinho foi encontrado em *Verbesina macrophylla* (4,0 μm) e o maior em *V. baccharifolia* (5,9 μm). As distâncias entre espinhos variam de 6,1–8,6 μm , sendo que *V. floribunda* apresentou maior distância (8,6 μm) e *V. sordescens* a menor distância (6,1 μm) [Tabela 4].

Verbesina glabrata foi a única espécie que apresentou alteração quanto ao formato do grão-de-pólen, variando de oblato-esferoidal a prolato-esferoidal (Tabelas 2, 5). Em *V. macrophylla* a média de DP e DE do material de comparação foi 31,9 e 32,6, respectivamente, diferente do encontrado no material-padrão 25,8 e 27,2 respectivamente, porém esses valores não alteraram a forma do grão-de-pólen. As demais espécies apresentaram médias dentro do limite encontrado no material-padrão.



Figuras 1-16. Fotomicrografias e eletromicrografias de grãos-de-pólen de espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae). 1^a e 3^a colunas - Fotomicrografias em microscopia de luz; 2^a e 4^a colunas - eletromicrografias em MEV. 1-4, *Verbesina baccharifolia* - vista polar: 1, corte óptico, 2, visão geral; vista equatorial: 3, corte óptico, 4, abertura. 5-8. *Verbesina bipinnatifida* - vista polar: 5, corte óptico, 6, visão geral, vista equatorial: 7, corte óptico, 8, abertura. 9-12. *Verbesina floribunda* - vista polar: 9, corte óptico, 10, visão geral, vista equatorial: 11, visão geral, 12, abertura. 13-16. *Verbesina glabrata* - vista polar: 13, corte óptico, 14, visão geral, vista equatorial: 15, corte óptico, 16, abertura.



Figuras 17-32. Fotomicrografias e eletromicrografias de grãos-de-pólen de espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae). 1ª e 3ª colunas - Fotomicrografias em microscopia de luz; 2ª e 4ª colunas - eletromicrografias em MEV. 17-20. *Verbesina luetzelburgii* - vista polar: 17, corte óptico, 18, visão geral, vista equatorial: 19, corte óptico, 20, abertura. 21-24. *Verbesina macrophylla* - vista polar: 21, corte óptico, 22, visão geral, vista equatorial: 23, corte óptico, 24, abertura. 25-28. *Verbesina nicotianifolia* - vista polar: 25, corte óptico, 26, visão geral, vista equatorial: 27, corte óptico, 28, abertura. 29-32. *Verbesina sordescens* - vista polar: 29, corte óptico, 30, visão geral, vista equatorial: 31, visão geral, 32, abertura.

Tabela 2. Medidas dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae) em vista equatorial: (n=25); \bar{x} = média aritmética; s = desvio padrão; $s\bar{x}$ = desvio padrão da média; IC = intervalo de confiança.

Espécie	Diâmetro polar (µm)			Diâmetro equatorial (µm)			DP/DE	Forma
	Faixa de variação	$\bar{x} \pm s\bar{x}$	IC 95%	Faixa de variação	$\bar{x} \pm s\bar{x}$	IC 95%		
<i>V. baccharifolia</i> Mattf.	35,0–50,0	40,9±0,7	39,5–42,3	37,5–50,0	41,9± 0,7	40,5–43,3	0,98	Oblato-esferoidal
<i>V. bipinnatifida</i> Baker	27,5–40,0	31,0±0,6	29,7–32,3	27,5–40,0	31,9±0,7	30,4–33,4	0,97	Oblato-esferoidal
<i>V. floribunda</i> Gardner	30,0–45,0	34,2±0,6	33,0–35,4	30,0–42,5	35,6±0,6	34,2–36,9	0,96	Oblato-esferoidal
<i>V. glabrata</i> Hook. & Arn.	30,0–37,5	33,3±0,5	32,4–34,2	32,5–37,5	34,2±0,4	33,5–34,9	0,97	Oblato-esferoidal
<i>V. luetzelburgii</i> Mattf.	32,5–40,0	37,0±0,4	36,1–37,9	35,0–40,0	37,3±0,4	36,6–38,0	0,99	Oblato-esferoidal
<i>V. macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	25,0–27,5	25,8±0,2	25,3–26,3	25,0–30,0	27,2±0,4	26,5–28,0	0,95	Oblato-esferoidal
<i>V. nicotianifolia</i> Baker	27,5–35,0	30,9±0,3	30,2–31,6	27,5–37,5	31,4±0,4	30,6–32,2	0,98	Oblato-esferoidal
<i>V. sordescens</i> DC.	30,0–37,5	33,1±0,4	32,2–34,0	32,5–37,5	34,8±0,4	34,1–35,5	0,95	Oblato-esferoidal

Tabela 3. Medidas dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae) em vista polar: n=10; IAP = índice de área polar; \bar{x} = média aritmética.

Espécies	Diâmetro		Lado do Apocolpo (μm)		
	Equatorial (μm)				
	Faixa de variação	\bar{x}	Faixa de variação	\bar{x}	IAP
<i>V. baccharifolia</i> Mattf.	37,5–45,0	41,5	15,0–22,5	17,8	0,43
<i>V. bipinnatifida</i> Baker	25,0–35,0	31,2	10,0–15,0	13,5	0,43
<i>V. floribunda</i> Gardner	32,5–40,0	36,0	10,0–15,0	12,5	0,35
<i>V. glabrata</i> Hook. & Arn.	30,0–35,0	32,7	12,5–15,0	14,7	0,45
<i>V. luetzelburgii</i> Mattf.	37,5–42,5	39,2	15,0–17,5	16,7	0,43
<i>V. macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	25,0–27,5	26,7	10,0–15,0	12,7	0,48
<i>V. nicotianifolia</i> Baker	30,0–35,0	32,7	12,5–15,0	14,2	0,43
<i>V. sordescens</i> DC.	32,5–37,5	35,0	15,0–17,5	16,2	0,46

Tabela 4. Medidas das aberturas e das camadas da exina dos grãos-de-pólen em espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae); n=10; DEE = distância entre espinhos; *medida sem os espinhos.

Espécie	Colpo		Endoabertura		Camadas da exina*			Espinho		
	compr. (μm)	larg. (μm)	compr. (μm)	larg. (μm)	exina	sexina	nexina	compr. (μm)	larg. (μm)	DEE
<i>V. baccharifolia</i> Mattf.	14,4	5,0	4,4	12,6	3,3	1,7	1,6	5,9	4,1	7,9
<i>V. bipinnatifida</i> Baker	11,5	3,2	2,2	8,8	3,4	1,7	1,7	4,5	3,5	7,0
<i>V. floribunda</i> Gardner	10,6	2,9	4,3	14,2	3,4	1,9	1,5	5,3	3,3	8,6
<i>V. glabrata</i> Hook. & Arn.	14,1	4,5	4,2	12,3	2,8	1,4	1,4	5,0	3,1	7,5
<i>V. luetzelburgii</i> Mattf.	14,5	4,6	4,6	12,7	3,3	1,7	1,6	5,8	3,7	6,9
<i>V. macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	9,7	3,3	3,7	8,8	2,6	1,6	1,0	4,0	3,0	6,7
<i>V. nicotianifolia</i> Baker	9,3	3,9	3,0	9,5	2,2	1,2	1,0	4,8	3,0	6,5
<i>V. sordescens</i> DC.	10,4	4,9	3,9	10,4	2,9	1,9	1,0	5,2	3,4	6,1

Tabela 5 – Medidas dos grãos-de-pólen dos materiais de comparação em espécies brasileiras de *Verbesina* L. (Heliantheae – Asteraceae) em vista equatorial: (n=10); \bar{x} = média aritmética.

Espécies	Diâmetro Polar (DP)	Diâmetro Equatorial (DE)	DP/DE	Forma
	\bar{x}	\bar{x}		
<i>V. baccharifolia</i> Mattf.	38,0	39,5	0,96	Oblato-esferoidal
	37,5	38,3	0,98	Oblato-esferoidal
<i>V. bipinnatifida</i> Baker	30,3	30,5	0,99	Oblato-esferoidal
	30,5	31,5	0,97	Oblato-esferoidal
<i>V. floribunda</i> Gardner	32,0	33,2	0,96	Oblato-esferoidal
	34,2	35,2	0,97	Oblato-esferoidal
<i>V. glabrata</i> Hook. & Arn.	35,0	36,5	0,96	Oblato-esferoidal
	38,5	37,7	1,02	Prolato-esferoidal
<i>V. luetzelburgii</i> Mattf.	36,7	38,5	0,95	Oblato-esferoidal
	37,0	37,5	0,99	Oblato-esferoidal
<i>V. macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	32,3	32,5	0,99	Oblato-esferoidal
	31,5	32,7	0,96	Oblato-esferoidal
<i>V. sordescens</i> DC.	36,8	37,5	0,98	Oblato-esferoidal
	37,5	38,3	0,98	Oblato-esferoidal

Análise de componentes principais (PCA)

Os dois primeiros eixos da PCA explicam 83,6% da variabilidade dos dados analisados. Sendo que o primeiro componente explicou 64,8% dos dados onde *Verbesina bipinnatifida* *V. macrophylla* e *V. nicotianifolia* foram os táxons que apresentaram os menores valores (em geral) para DP, DE, DEVP, comprimento do colpo e da endoabertura e comprimento de espinhos, já *V. baccharifolia* e *V. luetzelburgii* apresentaram os maiores valores para esses atributos. Observa-se que esses atributos estão intimamente correlacionados como ilustrado na Figura 33.

O segundo eixo explicou 18,8% dos dados, onde *Verbesina floribunda* apresentou os maiores valores de distância entre espinhos (DEE), espessura de exina e largura da

endoabertura. Em contrapartida, os menores índices de lado do apocolpo e largura do colpo foram encontrados nesta espécie.

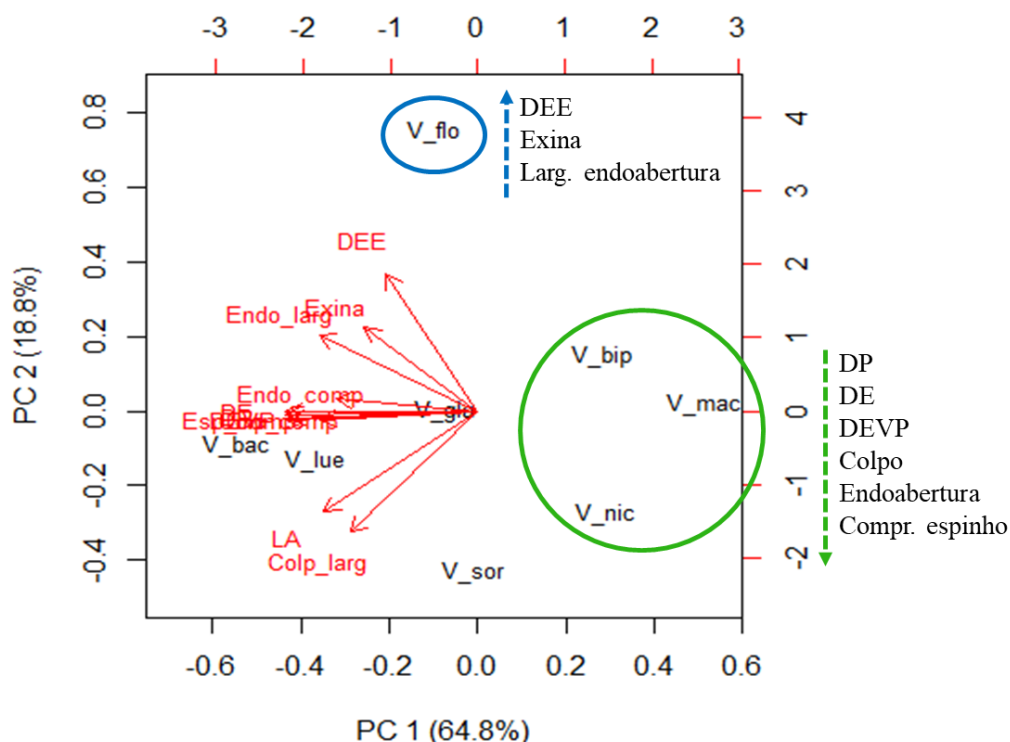


Figura 33. Análise de componentes principais compostos por variáveis métricas do pólen de *Verbesina* L. (Heliantheae-Asteraceae). Variáveis em vermelho significam: DP – diâmetro polar em vista equatorial, DE – diâmetro equatorial, DEVP – diâmetro equatorial em vista polar, LA - lado do apocolpo, Colp_comp – comprimento do colpo, Colp_larg – largura do colpo, Endo_compr – comprimento da endoabertura, Endo_larg – largura da endoabertura, Esp_compr – comprimento do espinho, DEE – distância entre espinhos. Em preto estão os nomes das espécies abreviadas. Marcação em verde são as espécies que apresentaram os menores índices para as variáveis listadas ao lado da seta no PC 1 e em azul são as espécie que apresenta os maiores índices listados ao lado da seta no PC 2.

4. Discussão

Os grãos-de-pólen de *Verbesina* podem ser classificados como o tipo “Aspilia” descrito por Salgado-Labouriau (1973), por apresentarem tamanho de médio a grande, tricolporados, endoaberturas lalongadas com constrição mediana, exina equinada e espinhos cônicos apresentando perfurações na base.

Os estudos já realizados com *Verbesina* ilustram que o formato do grão-de-pólen pode variar de suboblato a prolato esferoidal (DP/DE 0,75–1,14), sendo oblato-esferoidal a prolato-esferoidal o mais comumente encontrado, como observado no estudo de Gonçalves (1976) que analisou 17 espécies de *Verbesina* sendo três brasileiras (*V. diversifolia* DC. = *V. macrophylla* *V. glabrata* e *V. sordescens*).

Estudos anteriores com *Verbesina macrophylla* e *V. sordescens* referem grãos-de-pólen prolato-esferoidais indicando que variações na forma podem ser encontradas para estas espécies (Tabela 6).

Essas divergências quanto ao formato dos grãos-de-pólen são condizentes ao alto valor encontrado no coeficiente de variação, que neste estudo variou em 4,6-10,4 % em DP e 4,7-11,6 % em DE.

A cavidade entre sexina e nexina é conhecida como cávea, muito comum na tribo Heliantheae como relatado (Cancelli *et al.* 2007, 2010; Stanski *et al.* 2013; Radaeski *et al.* 2016). Em alguns gêneros esse lúmen é evidente e facilmente mensurado como observado por Magenta *et al.* (2010) com *Viguiera* Kunth onde a cávea variou de 0,8-1,5µm de espessura.

Devido à proximidade da sexina e nexina, a cávea em *Verbesina* é de difícil visualização, o que pode levar à falsa impressão de inexistência, como apontado por Cancelli *et al.* (2010) para *Verbesina glabrata*. Alguns estudos que abordaram espécies de *Verbesina* não indicaram a presença da cávea e outros, indicam que apenas a exina é caveada e, apenas no estudo de Radaeski *et al.* (2016), a cávea de *V. sordescens* foi mensurada (1µm), como ilustra a Tabela 5.

De acordo com Blackmore *et al.* (1984) a cávea apresenta três funções, a de ser repositório de substâncias da parede, como mecanismo de dispersão e como “harmomegathy”. Esses autores relatam que para Asteraceae a anemofilia é uma excessão, sendo que a principal função da cávea está na sua capacidade de responder as mudanças causadas pela disponibilidade de água no ambiente, alterando o tamanho e a forma que abrem ou fecham dependendo da condição do ambiente.

Apesar da homogeneidade de forma encontrada para o grão-de-pólen das espécies brasileiras de *Verbesina* pode-se observar que alguns atributos podem ser usados para auxiliar na caracterização das espécies, como a espessura da exina, distância entre espinhos e lado do apocolpo. Como caráter taxonômico, os atributos dos grãos-de-pólen não são úteis para distinção ao nível interespecífico.

Tabela 6. Formato do grão-de-pólen e presença de cávea relatado em estudos anteriores que abordaram táxons brasileiros do gênero *Verbesina* (Heliantheae-Asteraceae).

Espécie	Forma	Exina / espessura	Referência bibliográfica	Presente estudo
<i>Verbesina glabrata</i> Hook. & Arn.	Prolato-esferoidal	-	Gonçalves 1976	Oblato-esferoidal a prolato-esferoidal
	Esferoidal	Não-caveado	Cancelli <i>et al.</i> 2010	
<i>Verbesina macrophylla</i> (Cass.) S.F. Blake	Prolato-esferoidal	-	Gonçalves 1976	Oblato-esferoidal
	Prolato-esferoidal	Caveada	Jesus & Lima 2013	
<i>Verbesina sordescens</i> DC.	Prolato-esferoidal	-	Gonçalves 1976	Oblato-esferoidal
	Oblato-esferoidal	Caveada	Cancelli <i>et al.</i> 2010	
	Oblato-esferoidal	Caveada	Radaeski <i>et al.</i> 2014	
	Prolato-esferoidal	Cávea / 1µm	Radaeski <i>et al.</i> 2016	

5. Referências Bibliográficas

- Anderberg, A.A., Baldwin, B.G., Bayer, R.G., Breitwieses, J., Jeffrey, C., Dillon, M.O., Eldemäs, P., Funk, V., Garcia-Jacas, N., Hind, D.J.N., Karis, P.O., Lack, H.W., Nesom, G., Nordenstam, B., Oberprieler, C., Panero, J.L., Puttock, C., Robinson, H., Stuessy, T.F., Susanna, A., Urtubey, E., Vogt, R., Ward, J. & Watson, L.E. 2007. Compositae. In: Kubitzki, K. (eds.) *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer, p. 61-87.
- APG IV – The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, p. 1-20.
- BFG - The Brazil Flora Group. 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66 (4): 1085-1113.
- Blackmore, S., Helvoort, H.A.M. & Punt, W. 1984. On the terminology, origins and functions of caveate pollen in Compositae. *Review of Palaeobotany and Palynology* 43: 293-301.
- Bolick, M.R. 1991. Pollen diameter, exine thickness, and ultrastructure type in the tribes of the Compositae. *Compositae Newsletter* 19: 17-21.
- Cancelli, R.R., Cardoso, A., Evaldt, P. & Bauermann, S.G. 2007. Catálogo palinológico de táxons da família Asteraceae Martinov. no Rio Grande do Sul - Parte I 58: 347-374.
- Cancelli, R.R., Cardoso, A., Evaldt, P. & Bauermann, S.G. 2010. Catálogo palinológico de táxons da família Asteraceae Martinov, no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica* 65: 201-280.
- Coutinho, A.P. & Dinis, A.M. 2007. A contribution to the ultrastructural knowledge of the pollen exine in subtribe Inulinae (Inuleae, Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 269:159-170.
- Erdtman, G. 1960. The acetolysis method, a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561-564.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Robinson, H. 2009. Classification of Compositae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F., Bayer, R.J. (eds.). *Systematics, Evolution, and Biogeography of Compositae*. Austria: IAPT, p. 171-176.
- Gonçalves, V.B. 1976. Contribuição ao estudo palinológico da Tribo Heliantheae (Compositae). *Revista Brasileira de Biologia* 36(1): 157-166.
- Gonçalves-Esteves, V. & Esteves, R. 1986. Contribuição ao estudo polínico da tribo Heliantheae (Compositae) IV. *Boletim do Museu Nacional, Botânica* 74: 1-14.

- Gonçalves-Esteves, V. & Esteves, R. 1989a. Contribuição ao estudo polínico da tribo Heliantheae (Compositae) VI. Boletim do Museu Nacional, Botânica, 80: 1-11.
- Gonçalves-Esteves, V. & Esteves, R. 1989b. Contribuição ao estudo polínico da tribo Heliantheae (Compositae) VII. Boletim do Museu Nacional, Botânica 82: 1-11.
- Harker, M. & Jiménez-Reyes, N. 2002. *Verbesina barrancae* (Compositae, Heliantheae), a new species from Jalisco, Mexico. *Brittonia* 54(3):181-189.
- Jesus, E.A. & Lima, L.C.L. 2013. Morfologia polínica de espécies de Asteraceae ocorrentes em uma área de Mata Ombrófila Densa, Alagoinhas, Bahia, Brasil. XVII Jornada de Iniciação Científica, Universidade do Estado da Bahia.
- Magenta, M.A.G., Nunes, A.D., Mendonça, C.B.F. & Gonçalves-Esteves, V. 2010. Palynotaxonomy of Brazilian *Viguiera* (Asteraceae) Species. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45 (3-4): 285-299.
- Melhem, T.S., Cruz-Barros, M.A.V., Corrêa, A.M.S., Makino-Watanabe, H., Silvestre-Capelato, M.S.F., Gonçalves-Esteves, V. 2003. Variabilidade polínica em plantas de Campos de Jordão (São Paulo, Brasil). *Boletim do Instituto de Botânica* 16: 9-104.
- Panero, J.L. & Crozier, B.S. 2016. Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 99: 116-132.
- Panero, J.L. 2007. Tribo Heliantheae - *Verbesina*. In: Kubitzki K (Ed.). *The Families and Genera of Vascular Plants*. [s.l.] Springer. p 440-477.
- Panero, J.L., Freire, S.E., Espinar, L.A., Crozier, B.S., Barboza, G.E. & Cantero, J.J. 2014. Resolution of deep nodes yields an improved backbone phylogeny and a new basal lineage to study early evolution of Asteraceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 80: 43–53.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Thomas, A.Le. 2007. Glossary of Pollen and Spore Terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143(1-2): 1-81.
- Radaeski, J.N., Evaldt, A.C.P., Bauermann, S.G. & De Lima, G.L. 2014. Diversidade de Grãos de Pólen e Esporos dos Campos do Sul do Brasil: Descrições Morfológicas e Implicações Paleoecológicas. *Iheringia - Serie Botânica* 69(1): 107-132.
- Radaeski, J.N., Evaldt, A.C.P., Bauermann, S.G. 2016. Morfologia Polínica de Espécies da Família Asteraceae Martinov nos Cerros da Campanha do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia - Serie Botânica* 71(3): 357-366.
- Roubik, D.W. & Moreno, J.E. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. St. Louis, Missouri Botanical Garden, vol. 36. 268p.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1973. Contribuição à palinologia dos cerrados. Rio de Janeiro. Academia Brasileira de Ciências. 291p.

- Sanchez, A.C. & Lupo, L.C. 2009. Asteraceae de Interés en la Melisopalinología. Bosque Montano de las Yungas (Jujuy - Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 44(1-2): 57-64.
- Skvarla, J. & Turner, B.L. 1966. Systematic Implications from Electron Microscopic Studies of Compositae Pollen-A Review. Annals of the Missouri Botanical Garden 53(2): 220-256.
- Stanski, C., Luz, C.F.P., Nogueira, A. & Nogueira, M.K.F.S. 2013. Palynology of species in the Astereae and Heliantheae tribes occurring in the region of Campos Gerais, Paraná State, Brazil. Iheringia- Série Botânica 68(2): 203-214.
- Stanski, C., Nogueira, N.K.F.S. & Luz, C.F.P. 2016. Palinologia de espécies de Asteraceae de utilidade medicinal para a região dos Campos Gerais, Ponta Grossa, PR, Brasil. Hoehnea 43(3): 349-360.
- Thiers, B. 2017. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em: <<http://sweetgum.nybg.org/ih>>. Acesso 10 nov. 2017.
- Wortley, A.H., Funk, V.A., Robinson, H., Skvarla, J.J. & Blackmore, S. 2007. A search for pollen morphological synapomorphies to classify rogue genera in Compositae (Asteraceae). Review of Palaeobotany and Palynology 146: 169-181.